

Chemická diverzita rostlin – důsledek závodů ve zbrojení s býložravým hmyzem?

S více než 300 tisíci popsánymi druhy patří cévnaté rostliny k nejbohatším a nejúspěšnějším skupinám mnohobuněčných organismů. Zvláště v tropických oblastech je diverzita cévnatých rostlin nápadná – např. jediný hektar tropického lesa v Ekvádoru může hostit až téměř 500 druhů stromů. S druhovým bohatstvím rostlin ale může směle soupeřit pestré množství chemických látek, které rostliny produkují jako obranu před býložravým hmyzem.

Od doby, kdy německý lékárník Friedrich Wilhelm Sertürner před více než 200 lety izoloval z opia morfin, bylo popsáno přes 200 tisíc sekundárních metabolitů produkováných rostlinami. Zahrnují alkaloidy (jako je morfin nebo kofein), glukosinoláty (způsobující palčivou chuť hořčice nebo křenu), terpeny (obsažené třeba v pryskyřici a způsobující její typickou vůni), polyfenoly (různé rostlinné pigmenty nebo třísloviny ovlivňující typickou chuť červeného vína) a mnoho dalších. Na rozdíl od produktů primárního metabolismu, které se podílejí přímo na stavbě rostlinných pletiv, slouží sekundární metabolity celé řadě jiných účelů. Jejich význam pro lidskou medicínu, průmysl, ale třeba i gastronomii byl rozpoznán téměř okamžitě, význam pro samotné rostliny ale zůstával dlouho nepoznaný. Dlouhou dobu byly pokládány v podstatě za odpadní látky bez většího vlivu na fyziologické procesy rostlin nebo jejich interakce s ostatními organismy. Situace se začala měnit až ve druhé polovině 20. století, kdy se úlohou sekundárních metabolitů v rostlinách a jejich interakcích s dalšími organismy začala zabývat řada ekologů. Dnes jsou obecně přijímány jako důležité látky, kterým cévnaté rostliny alespoň zčásti

vděčí za svou úspěšnost. Výzkum evolučních procesů, jimiž je diverzita sekundárních metabolitů utvářena, proto patří mezi důležitá témata moderní ekologie.

Velké množství sekundárních metabolitů rostlinám slouží jako obrana před nepříznivými vlastnostmi prostředí, před patogeny nebo býložravci. Zvláště býložravý hmyz se zdá být důležitým faktorem selekce rostlin na základě jejich chemického složení a produkce jedovatých nebo hmyz odpuzujících metabolitů. V polovině 60. let 20. století formulovali Paul R. Ehrlich a Peter H. Raven (1964) svou koevoluční teorii týkající se býložravého hmyzu, rostlin a jejich chemické obrany. Tato teorie předpokládá, že diverzita rostlinných sekundárních metabolitů je výsledkem „závodů ve zbrojení“ mezi rostlinami a býložravým hmyzem. Stručně ji lze shrnout tak, že zatímco rostliny se snaží vyvinout co nejúčinnější obranu, hmyz přichází se stále lepšími behaviorálními, morfologickými a fyziologickými adaptacemi, aby nový způsob obrany překonal. Alespoň podle této teorie by se tak rostliny měly během své evoluce stávat stále toxičtějšími a přicházet s novými formami sekundárních metabolitů, poskytujícími ochranu před stále lépe adaptovaným

hmyzem. Taková eskalace chemické obrany byla skutečně zaznamenána v případě některých skupin rostlin. Např. odvozené druhy klejich (*Asclepias*), březulí (*Bursera*) nebo fíkovníků (*Ficus*) obsahují větší množství některých sekundárních metabolitů než jejich bazální příbuzní (Agrawal a kol. 2008, Becerra a kol. 2009, Volf a kol. 2018). Nicméně v reálných přírodních podmínkách je situace často mnohem komplikovanější. Je to dáno zejména tím, že různé druhy hmyzu reagují na chemické látky produkované rostlinami různým způsobem.

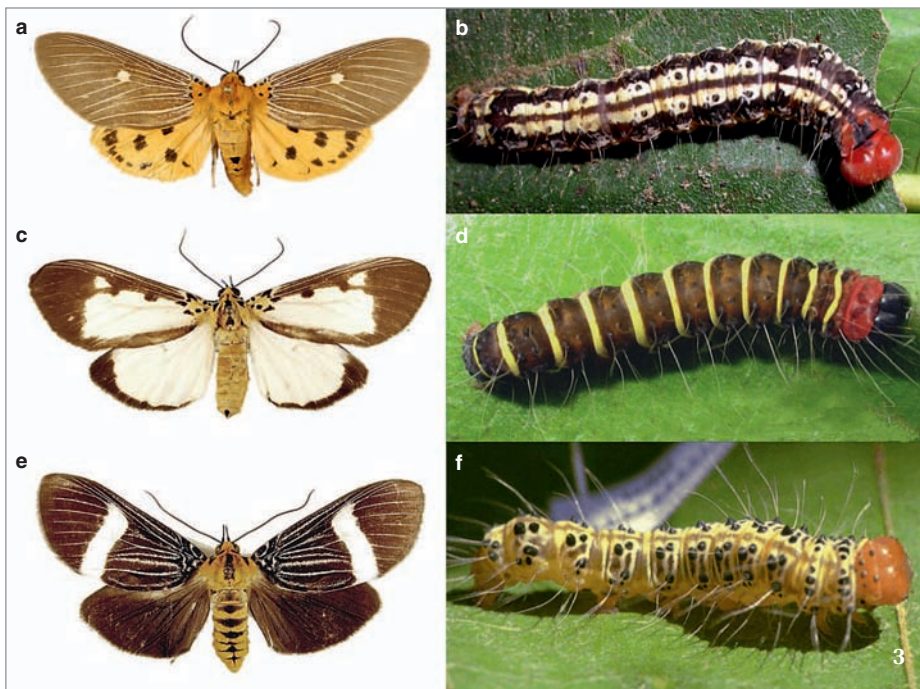
Jedovaté sekundární metabolity skutečně mohou rostliny dobře ochránit před neadaptovanými druhy býložravců. I přes vysokou toxicitu některých látek obsažených v rostlinných pletivech se ale celá řada specializovaných druhů hmyzu dokázala na chemickou obranu svých hostitelských rostlin skvěle adaptovat. Např. klejichy hostí jen minimum druhů býložravého hmyzu, protože běžné druhy nejsou schopné se s jejich sekundárními metabolity vypořádat. Některé druhy klejich totiž produkují velké množství latexu, který hmyzu zalepuje ústní ústrojí, a navíc obsahují množství silně jedovatých kardenolidů. Tyto steroidní látky blokují přenos sodných a draselných iontů přes buněčnou membránu, a jsou tedy toxické pro velkou část organismů. Přesto se na amerických klejích vyskytuje několik druhů hmyzu, který se těmito silně jedovatými rostlinami dokáže živit. Kromě housenek známého monarchy stěhovavého (*Danaus plexippus*, obr. 1) jde třeba o tesaříky rodu *Tetraopes*. Tyto druhy si vyvinuly celou škálu způsobů, jak se s toxickou potravou vypořádat. V první řadě zahrnují behaviorální adaptace, jako je překousávání mléčnic, které v konečném výsledku brání přívodu latexu a sekundárních metabolitů do listu, jímž se daný hmyz právě živí. U monarchů navíc došlo ke změnám ve struktuře proteinů zajišťujících přenos Na^+ a K^+ iontů, které částečně brání negativním účinkům kardenolidů. Kromě toho jsou monarchové i zmínění tesaříci schopni ukládat jedovaté látky z hostitelské rostliny ve svém těle, čímž se stávají nechutnými nebo přímo jedovatými i sami pro své predátory, což jim přináší nemalé výhody (upozorňuje na to i jejich nápadné varovné – aposematické zbarvení). Mezi hmyzem přitom v tomto směru nepředstavují ojedinělý případ. V tropických



1



2



1 a 2 Housenka monarchy stěhovavého (*Danaus plexippus*, obr. 1) požírající list klejichy (*Asclepias* sp.). Klejichy obsahují v latexu řadu toxických látek. V levém dolním rohu snímku je patrné, že housenka překousala hlavní žilku listu, aby přívodu latexu zabránila. Jiné druhy hmyzu se toxickým sekundárním metabolitům vyhýbají tím, že listy neokusují, ale sají rostlinné šťávy (2). Díky tomu tolik nenarušují rostlinná pletiva a konzumují daleko méně sekundárních metabolitů. Na snímku ostnohřbetka křovinná (*Centrotus cornutus*), žijící na různých druzích listnatých stromů v České republice.

Foto M. Volf (obr. 1) a T. Holicová (2) **3** Prástevníci rodu *Asota* z lesů Papuy Nové Guineje. Tito prástevníci jsou výstražně zbarvení a řada druhů obsahuje jedovaté alkaloidy, které zřejmě získávají ze svých hostitelských rostlin. Zobrazené druhy zahrnují dospělce a housenky *A. caricae* (a–b), *A. plana* (c–d) a *A. versicolor* (e–f). Dříve byl rod *Asota* některými autory řazen do čeledi prástevníkovití (Arctiidae). Dnes náleží do čeledi Erebidae, podčeledi Aganainae. Protože ani jedna ze skupin nemá české jméno, používám v tomto článku mírně zjednodušující označení „prástevníci“. Snímky převzaty se souhlasem správce databáze Caterpillars feeding on New Guinea plants (<http://baloun.entu.cas.cz/png/caterpillars/>; © Binatang Research Centre)

4 a 5 Některé mandelinky, jako třeba *Chrysomela cuprea* (obr. 4), patří mezi specializované druhy býložravého hmyzu žijícího na vrbách. Jejich larvy (5) přeměňují salicyláty vrb na salicylaldehyd, který využívají jako obranu před bezobratlými predátory. Foto M. Volf

oblastech jihovýchodní Asie se vyskytují prástevníci rodu *Asota*, kteří se vyznačují kontrastně zbarvenými dospělci a housenkami (obr. 3). Jako hostitelské rostliny jim slouží např. různé druhy fíkovníků. V rámci našeho výzkumu jsme zjistili, že



housenky prástevníků rodu *Asota* dávají přednost fíkovníkům s vyšším obsahem alkaloidů (Volf a kol. 2018). Pro většinu ostatního býložravého hmyzu jsou toxické, ne však pro tyto prástevníky. Ti patrně dovedou ukládat alkaloidy do svých tkání a zřejmě jim slouží jako obrana před predátory, stejně jako v případě housenek monarchů nebo tesaříků zmíněných výše. Prástevníci jsou následně do té míry jedovatí, že už při pouhém fyzickém kontaktu způsobují u některých lidí extrémně silné alergické reakce. Při masovém výskytu jejich housenek byly dokonce zaznamenány případy hromadného lepidopterismu připomínajícího svým průběhem infekční horečnatá onemocnění (Wills a kol. 2016).

Pro příklady býložravého hmyzu, který využívá sekundární metabolity hostitelských rostlin, ale není třeba chodit zvlášť daleko. V České republice se na vrbách (*Salix*) běžně vyskytuje pestrá škála druhů hmyzu. Proti řadě hmyzích býložravců se

vrby docela úspěšně brání pomocí salicylátů. Ačkoli salicyláty našly pozitivní uplatnění v medicíně jako látky s protizánětlivými a antipyretickými účinky (konkrétně salicin sloužil jako zdroj aspirinu), hmyzu obecně vadí a značný počet jeho druhů odpuzují. Některé rody mandelinek (např. *Chrysomela* nebo *Phratora*) se požíraní listů vrb s vysokým obsahem salicylátů ale dokázaly přizpůsobit (obr. 4 a 5). Tyto látky získané z potravy přeměňují na salicylaldehyd, který larvy vylučují ze žláz na zadečku. Vyloučený sekret jim slouží jako účinná obrana před bezobratlými predátory, jako jsou mravenci nebo slunéčka, ale pro člověka nejsou tyto larvy nijak nebezpečné.

Celá řada dalších takto adaptovaných druhů hmyzu proto ve výsledku upřednostňuje hostitelské rostliny s vysokým obsahem chemických látek s původně obrannou funkcí. Stejně jako v případě závodů ve zbrojení mezi světovými mocnostmi i investice, kterou si do své obrany mohou dovolit rostliny, má své limity. Vyvíjet stále nové a stále toxičtější látky není vždy nejlepším řešením, protože hmyz by se časem patrně stejně dokázal přizpůsobit. Proto rostliny využívají i alternativní evoluční strategie, jak se s podobně specializovanými býložravci vypořádat. Takových strategií je více, z hlediska evoluce sekundárních metabolitů a jejich diverzity je ale zásadní zejména divergence obranných mechanismů mezi příbuznými rostlinnými druhy.

Divergence jako další zdroj chemické diverzity rostlin

Při zkoumání evoluce chemické obrany různých skupin rostlin bylo zjištěno, že jednotlivé druhy jsou si často chemicky méně podobné, jinými slovy jsou různorodější, než by odpovídalo jejich blízkým příbuzenským vztahům. To se týká zejména mnoha tropických rodů, jako je pepřovník (*Piper*), inga (*Inga*), psychotrie (*Psychotria*) nebo již výše zmíněný fíkovník a březule (např. Volf a kol. 2019). A platí to především pro druhy, které jsou sympatrické – vyskytují se v rámci stejného areálu (obr. 6–9). Proč ale k takové divergenci dochází? Jedním z důvodů je zřejmě tlak ze strany specializovaného hmyzu, který se dokázal adaptovat na toxické metabolity svých hostitelů. Pokud by např. všechny druhy fíkovníků v nížinných lesích Papuy Nové Guineje produkovaly velké množství alkaloidů, představovaly by skvělý zdroj potravy pro prástevníky rodu *Asota*. Těm by se na nich výborně dařilo, dosahovali by vysokých populačních hustot a hostitelské fíkovníky by snadno zdecimovali. Pokud se však od sebe jednotlivé druhy fíkovníků rostoucí pospolu v jednom lese značně liší a alkaloidy produkují jen některé z nich, nejsou napadeny prástevníky všechny, ale jen některé druhy. Prástevníci tak mají k dispozici omezenější zdroj potravy a mohou působit svým hostitelům menší poškození. Druhy fíkovníků, které neprodukují alkaloidy, sice nejsou tolik ohroženy prástevníky, zato se musejí vypořádat s jinými druhy býložravého hmyzu. Mohou se stát vůči poškození odolnými, lépe využívat dostupné zdroje a snadněji nahrazovat ztráty způsobené herbivorním hmyzem. Případně mohou



začít produkovat jinou skupinu obranných sekundárních metabolitů, což následně zvyšuje chemickou diverzitu v rámci celého rodu *Ficus*.

Naše výsledky naznačují, že k vysoké diverzitě rostlinných sekundárních metabolitů přispívají jak „závody ve zbrojení“ a eskalace obranných mechanismů, tak divergence. Zatímco eskalace podporuje zejména vyšší diverzitu a toxicitu metabolitů obsažených v jednotlivých druzích rostlin, divergence přispívá k celkovým rozdílům mezi jednotlivými druhy rostlin, ale někdy i jejich genotypy. Mechanismy se samozřejmě navzájem nevylučují a u některých skupin rostlin se na různorodosti sekundárních metabolitů podílejí oba evoluční procesy. Je ale pravda, že divergence byla zaznamenána zvláště v tropech, kde se často příbuzné druhy rostlin vyskytují pospolu a jsou vystaveny útokům širokého spektra specializovaného býložravého hmyzu. Divergence mezi takovými druhy rostlin je patrně jedním z důvodů, proč jsou tropické lesy z hlediska rostlinných chemických látek daleko pestřejší než lesy mírného pásu (Sedio a kol. 2018).

Chemická diverzita rostlin podporuje diverzitu hmyzu

Závěrem je třeba dodat, že stejně jako tlak ze strany býložravého hmyzu ovlivňuje evoluci obranných mechanismů rostlin, ovlivňuje diverzita sekundárních metabo-

6 až 9 Fíkovník (*Ficus*) patří mezi druhově nejpočetnější rody rostlin. Vykazuje velkou morfologickou variabilitu. Jednotlivé druhy se liší i obsahem chemických látek. Některé jsou bohaté na alkaloidy, jiné na proteázy, triterpeny nebo polyfenoly. Na snímcích fíkovníky *F. gul* (obr. 6), *F. crassipes* (7), *F. racemosa* (8) a *F. congesta* (9) ze Sulawesi a Austrálie. Většina těchto druhů (kromě *F. crassipes*) roste i na Papui Nové Guineji. Foto S. T. Segar, s laskavým svolením

litů diverzitu hmyzu. Celkově je pestrá a účinná chemická obrana pro rostliny samozřejmě prospěšná a pomáhá jim se proti býložravému hmyzu bránit. V určitých případech ale může chemická diverzita rostlin nebo jejich extrémní toxicita přispívat ke vzniku nových druhů hmyzu. Jako u výše uvedených tesaříků rodu *Tetraopes*, kteří se živí pletivý silně jedovatých klejich. Právě značná toxicita jejich hostitelských rostlin je nejspíše jedním z důvodů, který vedl k tomu, že tesaříci mají extrémně úzké vazby se svými hostiteli. Na různých druzích klejich tak žijí různé druhy tesaříků, což naznačuje, že specializace na silně toxické hostitele mohla podpořit vznik nových druhů v této skupině brouků (Farrell a Mitter 1998). Rozdíly v chemickém složení způsobené divergencí mezi různými hostiteli vedou dokonce k vyšší diverzitě hmyzu na úrovni

celých společenstev (větším rozdílem ve složení společenstev herbivorů), protože většina druhů hmyzu dává přednost trochu odlišnému složení potravy. Tento jev je i pro amatérského entomologa v přírodě snadno pozorovatelný – zkuste si srovnat zastoupení druhů mandulek a housenek např. mezi vrbou popelavou (*S. cinerea*) a v. nachovou (*S. purpurea*). Oba druhy vrby jsou chemicky velmi rozdílné a hostí do určité míry odlišná společenstva hmyzu. Pokud na podmáčené louce rostou obě vrby, je pravděpodobné, že se na dané lokalitě vyskytuje i více druhů býložravého hmyzu. Tato souvislost je poměrně dobře zdokumentovaná z řady jiných systémů – obecně platí, že chemicky pestrá společenstva rostlin hostí pestrá společenstva hmyzu. Rostliny a herbivorní hmyz se tak ovlivňují navzájem a jejich interakce, v nichž sekundární metabolity hrají zásadní roli, představují klíč k pochopení procesů přispívajících k ohromné druhové pestrosti obou skupin.

Článek vznikl za podpory Grantové agentury ČR (projekt č. 20-10543Y), Ministerstva školství, mládeže a tělovýchovy ČR a Akademie věd ČR (č. MSM200962004), a nadace Alexandra von Humboldta (CZE 1192673 HFST-P-AA).

Použitá literatura uvedena na webové stránce Živý.